Effets de l'habitat sur le comportement et la mortalité des juvéniles de *Chromis viridis* (Pomacentridae)

par

Mathieu JUNCKER (1), Laurent WANTIEZ (1), David LECCHINI (2) & René GALZIN (2)

RÉSUMÉ. - La présente étude a pour objectifs d'évaluer l'effet de quatre types d'habitat (2 espèces de coraux *Porites rus* et *Pavona cactus* vivants, *Porites rus* mort et une structure artificielle) sur le comportement de juvéniles de *Chromis viridis* (Cuvier, 1830), de quantifier la mortalité en fonction de l'habitat, et de tester les liens entre le comportement et la mortalité. Ce travail a été réalisé à partir d'expériences contrôlées dans lesquelles juvéniles et prédateurs ont été placés en cages et observés durant leur période d'activité. L'habitat a influencé le comportement des juvéniles de 10 mm LT (âgés de 3 jours post-colonisation) qui se sont maintenus relativement proches (entre 10 et 50 cm du refuge) des colonies coralliennes vivantes (43,2% du temps pour *Porites rus* et 86,0% pour *Pavona cactus*). Ils se sont tenus plus éloignés de la colonie corallienne morte (33,7% du temps à plus de 50 cm du refuge) et du corail artificiel (7,1% du temps à plus de 50 cm du refuge). En revanche, l'habitat n'a eu aucun effet significatif sur le comportement des juvéniles de 20 mm LT (âgés de 16 jours post-colonisation) qui se sont plus éloignés de leur refuge que ceux de 10 mm (de 83,9% à 93,5% du temps à plus de 50 cm du refuge selon l'habitat). La mortalité des juvéniles de *Chromis viridis* a varié significativement avec la nature de l'habitat. Elle a été plus importante sur le *Porites rus* mort (78,9% pour les 10 mm et 53,3% pour les 20 mm) que sur les colonies coralliennes vivantes (de 23,3% à 28,9% pour les 10 mm et de 14,4% à 20,0% pour les 20 mm). Aucune différence significative du taux de mortalité n'est apparue en fonction du facteur taille. Cependant, la mortalité des individus de 10 mm a toujours été plus importante pour un habitat donné. Des liens significatifs ont été observés entre le comportement et la mortalité pour les individus de 10 mm. La mortalité de ces juvéniles évolue dans le même sens que le pourcentage du temps passé à plus de 50 cm du refuge. Cette étude a permis de souligner que l'adaptation à l'habitat était un facteur primordial dans le succès du recrutement de *Chromis viridis*.

ABSTRACT. - Effects of habitat on the behaviour and mortality of juveniles of *Chromis viridis* (Pomacentridae).

The aims of the present study were (i) to study the effects of four habitats (living *Porites rus*, living *Pavona cactus*, dead *Porites rus* and artificial coral) on the behaviour of *Chromis viridis* juveniles, (ii) to quantify the mortality of these juveniles in relation to habitat, and (iii) to test whether or not behaviour and mortality were related. Fifteen juvenile *C. viridis*, along with two common predators and two common fish avoided by the juveniles were put in cages set on the fringing reef of Moorea (French Polynesia). Mortality was measured after 48 h. Behaviour was then observed during the activity period of the fish. The distance of the fish to the shelter was recorded during 5 minutes. Two juvenile size classes (10 mm and 20 mm) were studied separately, with six replicates. Habitat and behaviour of 10 mm juveniles (aged 3 days post-colonization) were related. These juveniles remained close (10 to 50 cm) to their refuge (43.2% of the time for living *Porites rus* and 86.0% for living *Pavona cactus*). They stood further away from the dead coral and the artificial one (respectively 33.7% and 7.1% of the time farer than 50 cm from the refuge). Conversely, the habitat had no significant effect on the behaviour of 20 mm juveniles (aged 16 days post-colonization). These juveniles moved off and remained between 83.9% and 93.5% of the time farer than 50 cm from the refuge, depending on the habitat. Mortality of juvenile *Chromis viridis* varied significantly with the habitat type. Mortality was higher on dead *Porites rus* (78.9% for the 10 mm specimens and 53.3% for the 20 mm ones) than on the living corals (between 23.3% and 28.9% for the 10 mm specimens and between 14.4% and 20.0% for the 20 mm ones). There were no significant differences in mortality rates between the 10 mm and the 20 mm juveniles. However, on each habitat, mortality was always higher for the 10 mm juveniles. Significant relationships were observed between behaviour and mortality in 10 mm juveniles. Mortality of these juveniles increased with the percentage of time spent farer than 50 cm from the refuge. This study confirmed that an adapted habitat is a primordial factor for recruitment success of *Chromis viridis*.

Key words. - Pomacentridae - *Chromis viridis* - French Polynesia - Juveniles - Habitat - Behaviour - Mortality.

La majorité des poissons coralliens possède un cycle de vie complexe avec une phase larvaire océanique et pélagique de quelques semaines à quelques mois, suivie d'une phase récifale sédentaire pour les juvéniles et les adultes (Victor, 1991). Au moment de la reproduction, les œufs ou les larves sont expulsés dans l'océan où ils se développent en larves pélagiques. Celles-ci s'éloignent plus ou moins de leur aire natale grâce aux processus hydrodynamiques (Milicich, 1994) ou grâce à une dispersion active (Stobutzki et Bellwood, 1994, 1997 ; Thorrold *et al*., 1994). Lorsqu'elles sont aptes à se métamorphoser, ces larves franchissent la crête récifale et pénètrent dans le lagon la nuit, au moment où le risque de prédation est minimal (Victor, 1991 ; Dufour et Galzin, 1993 ; Kingsford, 2001). La colonisation est le pas-

(1) LERVEM, Université de la Nouvelle-Calédonie, BP 4477, 98847 Nouméa CEDEX, NOUVELLE-CALÉDONIE. [juncker@univ-nc.nc]

(2) Laboratoire d'Ichtyoécologie tropicale et méditerranéenne, EPHE, ESA 8046 CNRS, Université de Perpignan, 66860 Perpignan CEDEX, FRANCE.

sage de la phase océanique à la phase récifale (Dufour, 1992). Dans les heures ou les jours qui suivent cette colonisation, les larves se métamorphosent et deviennent des juvéniles adaptés au milieu récifal. Ces derniers sont exposés à un environnement complexe dans lequel ils doivent choisir leur habitat en fonction de nombreux substrats potentiels, de compétiteurs et de prédateurs. Cette phase correspond à l'installation (Lefèvre, 1991). Elle est suivie, après quelques mois, par le recrutement qui correspond à l'apport de nouveaux individus dans la population adulte (Radtke *et al.*, 1989 ; McCormick et Kerrigan, 1996). Ces différentes étapes du cycle biologique des poissons récifaux conditionnent le maintien et le renouvellement des populations adultes.

La phase d'installation des juvéniles ne représente qu'une courte étape du cycle biologique mais elle conditionne en partie la dynamique et la structure des populations adultes. Cette étape est cruciale en raison de la forte mortalité qui affecte les juvéniles (Shulman et Ogden, 1987 ; Wantiez et Thollot, 2000) et des nombreux facteurs écologiques et interactions biotiques qui la caractérisent. Les principaux facteurs écologiques sont la qualité et l'abondance de l'habitat (Jones, 1988a, 1988b ; Lefèvre, 1991 ; Wantiez et Thollot 2000), la disponibilité des ressources en nourriture (Hobson et Chess, 1978 ; Thresher, 1983a, 1983b) et en espace (Smith et Tyler, 1972 ; Sale, 1974). Les interactions biotiques correspondent à des compétitions intraspécifiques (Jones 1987a, 1987b, 1988b) et interspécifiques (Thresher 1983b ; Robertson, 1984 ; Jones 1988b), ainsi qu'à des processus de facilitation (Sweatman 1983, 1985) et de prédation (Doherty et William, 1988a, 1988b). Jones (1988b) et Hixon et Beets (1993) ont montré que la survie des juvéniles est fonction de la quantité et de la qualité des refuges que fournit l'habitat. Par ailleurs, Sweatman (1983) indique que les habitats peuvent modifier le comportement des juvéniles.

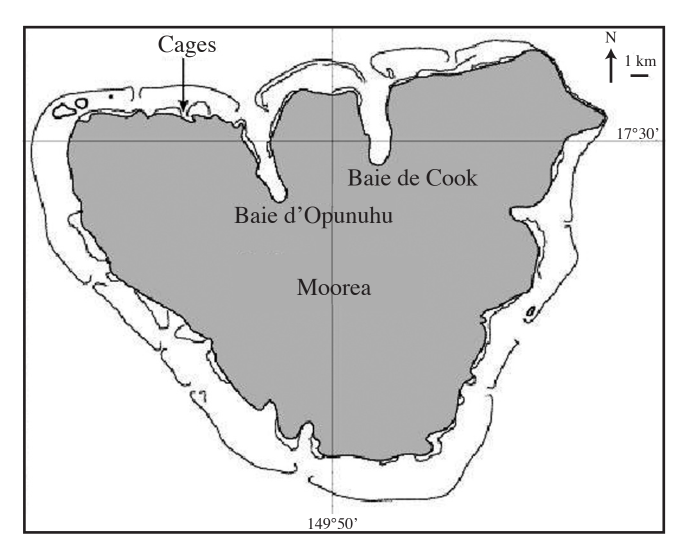


Figure 1. - Localisation de la zone d'étude. *[Location of the study area.]*

Plusieurs études ont été déjà réalisées sur la colonisation et l'installation des stades larvaires et juvéniles de poissons coralliens sur l'île de Moorea (Polynésie française) (Lefèvre 1991 ; Dufour, 1992 ; Planes 1992). Le devenir des juvéniles au cours de leur installation est une étape fondamentale qui est encore méconnue, bien que leur survie soit liée à la qualité et la quantité de refuges que fournit l'habitat en raison d'une forte prédation (Jones, 1988b ; Hixon et Beets, 1993). La présente étude se propose de préciser certains de ces mécanismes, notamment les effets de l'habitat sur le comportement et la mortalité des juvéniles en présence de prédateurs, en prenant comme modèle le Pomacentridae *Chromis viridis* (Cuvier, 1830).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Espèce étudiée

Chromis viridis (Cuvier, 1830), est un Pomacentridae territorial et grégaire, abondant à Moorea. Cette espèce présente une stratégie de colonisation continue avec un pic important de janvier à avril en Polynésie française (Romans, 1997). Les juvéniles sont classiquement observés entre 0,5 et 3 m de profondeur. Les adultes mesurent jusqu'à 80 mm (LT) et peuvent se rencontrer jusqu'à 12 m de profondeur dans le lagon. *Chromis viridis* est un omnivore essentiellement planctonophage, très actif la journée, qui passe la nuit immobile caché dans une colonie corallienne (Harmelin-Vivien, 1979). D'une manière générale, les Pomacentridae sont inféodés à un type de substrat (Sale *et al.*, 1980 ; Chabanet *et al.*, 1997 ; Rooker *et al.*, 1997). *Chromis viridis* est généralement observé au-dessus de massifs coralliens vivants et branchus tel que *Porites rus*, *Acropora* spp. et *Pocillopora* spp. Il forme des bancs non polarisés caractéristiques (Hobson, 1991), chaque individu évoluant de façon désordonnée. À la moindre alerte, le banc se polarise et les poissons se replient de façon très synchrone vers leur refuge.

Site d'étude

Moorea (17°30'S, 149°50'W) est une île haute d'origine volcanique qui se situe à 25 km au nord-ouest de Tahiti dans l'archipel de la Société (Polynésie française) (Fig. 1). L'île est entourée par un récif-barrière qui forme un système lagonaire d'environ 1 km de large (Galzin et Pointier, 1985). L'étude a été réalisée sur le récif frangeant situé à l'ouest de la baie d'Opunohu (Fig. 1) de février à mai 2001. Quatre habitats de nature différente ont été sélectionnés : une colonie vivante de *Porites rus* qui constitue l'habitat de prédilection d'installation des juvéniles de *Chromis viridis* à Moorea, une colonie vivante de *Pavona cactus* qui n'est pas colonisé par ces juvéniles dans le milieu naturel, une colonie morte de *Porites rus* recouverte d'algues filamenteuses et une représentation artificielle d'un corail branchu (structure

bétonnée hémisphérique dans laquelle sont enchâssées des arceaux métalliques). Les habitats sélectionnés présentaient des formes voisines et un nombre de refuges suffisant pour que ce facteur ne devienne pas limitant.

Protocole expérimental

Le protocole expérimental a été établi afin de mettre en évidence une modification dans le comportement et la mortalité de juvéniles de *Chromis viridis* en présence de prédateurs, en fonction de leur classe d'âge et de différents types d'habitats. La technique des cages (Gilinsky, 1984 ; Lecchini, 2000 ; Planes et Lecaillon, 2001) apparaît la plus adaptée pour mener en parallèle l'étude du comportement et de la mortalité. Les artefacts liés à l'utilisation de cages sont nombreux et connus depuis les travaux de Dayton et Olivier (1980) et de Underwood et Denley (1984). Le principal reproche est que les animaux expérimentés sont isolés des conditions habituelles du milieu. Ce mésocosme peut interférer sur le comportement et la mortalité des juvéniles et des prédateurs. Cependant, les cages présentent l'avantage de pouvoir travailler sur un système expérimental clos et contrôlable où seul le facteur à étudier varie entre les cages. Ainsi, à la différence de la méthode des pâtés isolés (Bohnsack, 1989 ; Caley, 1993 ; Connel, 1997a), l'immigration et l'émigration des proies et des prédateurs sont contrôlées. De plus, la pression de prédation est maintenue constante. Afin de décrire l'attachement du juvénile à l'habitat, un concept de sphères concentriques a été élaboré. La sphère S1 se résume au refuge lui-même. La sphère de proximité S2 s'étend depuis la surface du corail jusqu'à 10 cm. Elle a été choisie car elle correspond à une zone de repli en cas de danger. La sphère médiane S3 est comprise entre 10 et 50 cm, elle correspond à la sphère dans laquelle les juvéniles sont fréquemment observés. Enfin la sphère éloignée S4 s'étend au-delà de 50 cm.

Les quatre cages ont été installées sur un récif frangeant favorable au recrutement des juvéniles (Lefèvre, 1991) (Fig. 1), à une profondeur de 2 m. Les cages ont été installées sur un fond sableux sur lequel toute la macrofaune épigée a été enlevée. Elles sont de forme cylindrique (diamètre 3 m, hauteur 2,2 m) et ont été disposées à proximité les unes des autres afin d'homogénéiser les artefacts liés à une différence d'ensoleillement, de température, ou d'hydrodynamisme (Doherty et Sale, 1985). Un boudin flotteur en PVC souple soutient un filet en résine enduite de maille 2 mm, tendu entre la surface et le fond (Fig. 2). Une fenêtre en plexiglas permet une observation directe des juvéniles et des prédateurs sans avoir à pénétrer dans la cage. Dans chaque cage, deux parpaings creux soutiennent la colonie corallienne et servent d'abris aux prédateurs (Fig. 2). Ainsi juvéniles et prédateurs disposent d'habitats différents.

Deux classes d'âge ont été étudiées séparément. Une pre-

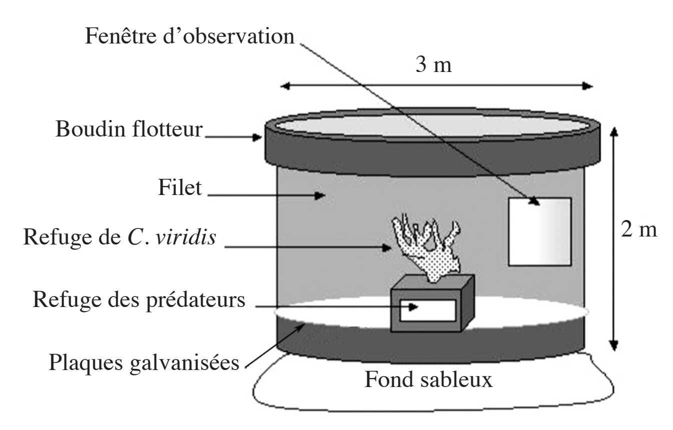


Figure 2. - Schéma d'une cage utilisée contenant le refuge des juvéniles et des prédateurs. *[Diagram of a cage with juvenile and predator shelter.]*

mière expérience a été réalisée avec les plus petits juvéniles de *Chromis viridis* présents sur les colonies coralliennes dans le milieu naturel (individus de 10 ± 3 mm LT, 3 ± 1,5 jours après la colonisation). Une seconde expérience a été réalisée avec des juvéniles plus âgés (individus de 20 ± 3 mm LT, 16 ± 2,5 jours après la colonisation). Neuf espèces communes de poissons coralliens susceptibles de consommer ou de modifier le comportement des juvéniles de *Chromis viridis* ont été sélectionnées parmi les espèces résidentes abondantes sur le récif. Ces espèces ont été classés en deux catégories. *Epinephelus merra* Bloch, 1790 (15-24 cm LT), *Pterois radiata* Cuvier, 1829 (14-20 cm LT), *Pterois antennata* (Bloch, 1787) (13-18 cm LT) et *Scorpaenopsis diabolus* (Cuvier, 1829) (21-28 cm LT) chassent à l'affût et sont piscivores. *Lutjanus kasmira* (Forsskal, 1775) (16-19 cm LT), *Thalassoma hardwickei* (Bennett, 1828) (11-13 cm LT), *Balistapus undulatus* (Park, 1797) (15-22 cm LT), *Rhinecanthus aculeatus* (Linnaeus, 1758) (14-19 cm LT) et *Sufflamen bursa* (Bloch & Schneider, 1801) (12-15 cm) sont des carnivores actifs qui ne consomment qu'occasionnellement des poissons mais qui provoquent un effet de fuite lorsqu'ils s'approchent des juvéniles.

Une expérience préliminaire a montré que les cages étaient parfaitement isolées du milieu extérieur (ni immigration ni émigration entre la cage et le milieu extérieur) et qu'aucune mortalité de juvéniles n'était constatée en absence de prédateurs au bout de 48 h. Quatre cages comportant chacune un des habitats sélectionnés ont été utilisées simultanément. Quinze *Chromis viridis* d'une classe de taille ont été introduits dans chaque cage avec un lot de 4 prédateurs. L'ensemble des individus a été capturé dans le lagon à l'aide d'un anesthésiant (essence de clou de girofle ; Griffiths, 2000). Chaque lot de prédateurs comprenait 2 prédateurs de chaque catégorie (Tab. I). Un même lot a été utilisé pour chaque habitat et chaque classe de taille de juvéniles (mêmes espèces de prédateurs mais individus différents) (Tab. I). Les lots ont pu différer entre les réplicats (Tab. I). Ce protocole a

Réplicats					
1	2	3	4	5	6
E. merra[1]	*E. merra*[1]	*E. merra*[1]	*E. merra*[1]	*E. merra*[1]	*S. diabolus*[1]
P. antennata[1]	*P.radiata*[1]	*P.radiata*[1]	*P. antennata*[1]	*S. diabolus*[1]	*P. antennata*[1]
B. undulatus[2]	*B. undulatus*[2]	*L. kasmira*[2]	*T. hardwickei*[2]	*S. bursa*[2]	*L. kasmira*[2]
R. aculeatus[2]	*B. undulatus*[2]	*T. hardwickei*[2]	*L. kasmira*[2]	*R. aculeatus*[2]	*S. bursa*[2]

Tableau I. - Composition des lots de poissons prédateurs susceptibles de consommer (1) ou de modifier le comportement (2) des juvéniles de *Chromis viridis* de 10 mm et de 20 mm utilisés pour les six réplicats. *[Fish species, which can either feed (1) on the 10-mm and 20-mm juveniles of* Chromis viridis*, or modify their behaviour (2), used in the 6 replicates of the experiment.]*

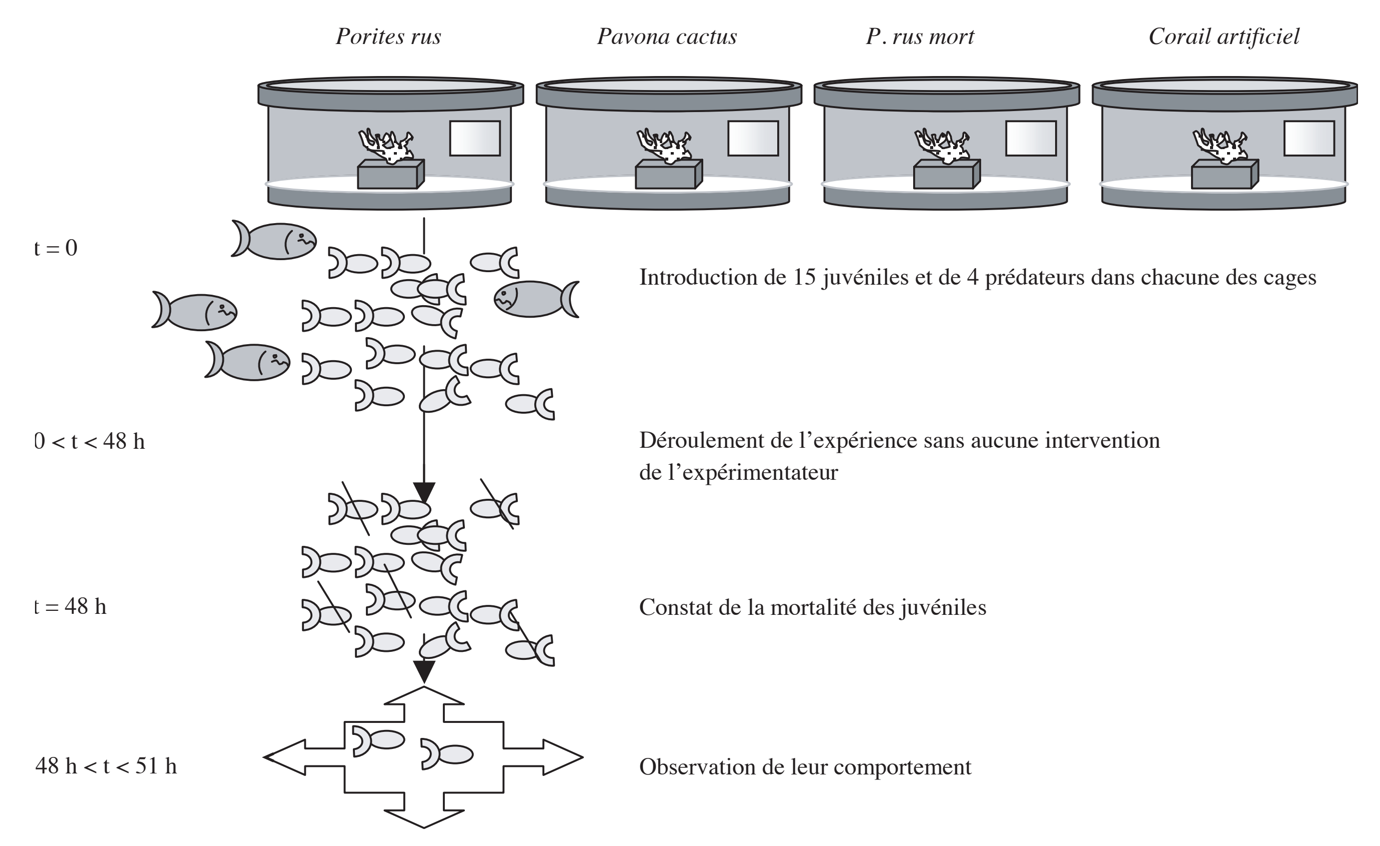


Figure 3. - Plan de l'expérience. t : temps comptabilisé à partir du début de l'expérience. *[Experiment design. t: time from the beginning of the experiment.]*

permis d'homogénéiser l'effort de prédation exercé dans chaque cage au cours d'un réplicat et d'en limiter les variations entre réplicats.

Chromis viridis ayant un comportement grégaire, l'observateur suit les mouvements globaux des quinze individus car l'observation individu par individu amène trop souvent à des confusions entre les poissons. Les observations s'effectuent 48 h après avoir introduit juvéniles et prédateurs (Fig. 3), entre neuf heures et midi (pendant la période d'activité des individus). L'observateur mesure le temps passé par les poissons dans chacune des sphères par tranches de 5 minutes (Keeleyside, 1972). Après chaque observation de 5 minutes, l'observateur change de cage ce qui permet d'échantillonner les quatre cages en 20 minutes. Cette mesure est répétée 5 fois et constitue un réplicat. La mortalité a été mesurée 48 h après avoir introduit les juvéniles et les prédateurs dans les cages, par décompte du nombre d'individus de *Chromis viridis* restants (Fig. 3). L'ensemble de ce protocole a été répété 6 fois avec de nouveaux lots de juvéniles et de prédateurs. Chaque classe de taille et chaque habitat est donc étudié par six réplicats, chaque réplicat comprenant cinq mesures de comportement et une de mortalité. Le nombre de réplicats et le nombre de mesures par réplicats ont été déterminés en fonction des contraintes de temps disponible pour cette étude.

Traitements statistiques

Le temps passé par les juvéniles dans les différentes sphères a été comparé à l'aide d'une ANOVA utilisant la techniques des blocs (Sokal et Rohlf, 1995) pour chacun des habitats. En cas de différences significatives, des tests *a posteriori* de Tukey (Sokal et Rohlf, 1995) ont été réalisés afin

d'identifier les sphères les plus fréquentées. L'effet de l'habitat sur la durée passée dans chaque sphère a été comparé à l'aide d'une ANOVA en cas d'homogénéité de variance et d'un test non paramétrique de Krukall-Wallis dans le cas contraire (Siegel et Castellan, 1988).

L'influence du facteur habitat et du facteur taille sur la mortalité a été testé par une ANOVA à deux facteurs selon le modèle fixe (Sokal et Rohlf, 1995). Les relations entre comportement et mortalité ont été identifiées en analysant les liens (corrélation de Pearson) entre le temps moyen passé par les individus dans les différentes sphères et le nombre d'individus survivants pour chaque habitat.

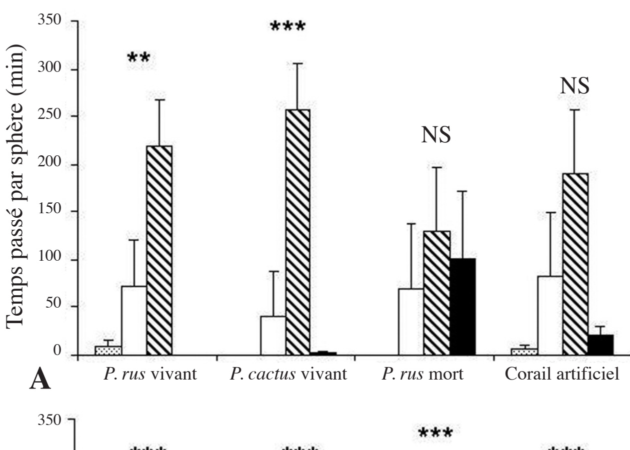
RÉSULTATS

Comportement

Les individus de 10 mm passent en moyenne plus de temps dans la sphère médiane S3 (de 43,2% du temps sur le *P. rus* mort à 86,0% sur le *P. cactus*) (Fig. 4A), entre 10 et 50 cm de leur refuge. Ces différences sont vérifiées statistiquement pour deux habitats, *P. rus* et *P. cactus* ($p < 0,01$). En revanche les différences ne sont pas significatives sur le corail artificiel et le corail mort en raison de la forte variabilité des données ($p > 0,05$).

Le temps passé dans la sphère S3 n'est pas significativement différent pour les quatre habitats sélectionnés (Kruskall-Wallis, $p > 0,05$) (Fig. 4A). La seconde sphère la plus fréquentée est la sphère S2 pour les coraux vivants et le corail artificiel. Le temps passé dans la sphère S2 n'est pas significativement différent pour les quatre habitats sélectionnés (Kruskall-Wallis, $p > 0,05$) (Fig. 4A). Les juvéniles présents sur le corail mort et sur le corail artificiel s'éloignent davantage de leur refuge puisqu'ils passent respectivement 33,7% et 7,1% de leur temps en S4 (à plus de 50 cm de leur refuge) alors que cette sphère est très peu fréquentée sur les coraux vivants (moins de 1% du temps) (Fig. 4A). La sphère S1 a été peu fréquentée durant les périodes d'observation (maximum 2,8% sur *P. rus*) (Fig. 4A). Les observations visuelles montrent que *Chromis viridis* ne se replient dans cette sphère que lorsqu'ils sont agressés par un prédateur.

Le comportement de *Chromis viridis* change avec la taille. Les individus de 20 mm s'éloignent plus de leur habitat que ceux de 10 mm (Fig. 4B). Ils passent en moyenne 90,3 % du temps dans la sphère S4 contre 10,4 % pour les 10 mm, cette différence étant très significative ($p < 0,01$). Les juvéniles de 20 mm passent la majorité de leur temps dans la sphère éloignée S4, quel que soit l'habitat (de 83,9% du temps sur *P. rus* mort à 93,5% sur *P. rus* vivant) (Fig. 4B). Ce résultat est vérifié pour les quatre habitats ($p < 0,001$), le temps passé dans la sphère S4 n'étant pas significativement différent pour les quatre habitats (ANOVA, $p > 0,05$)



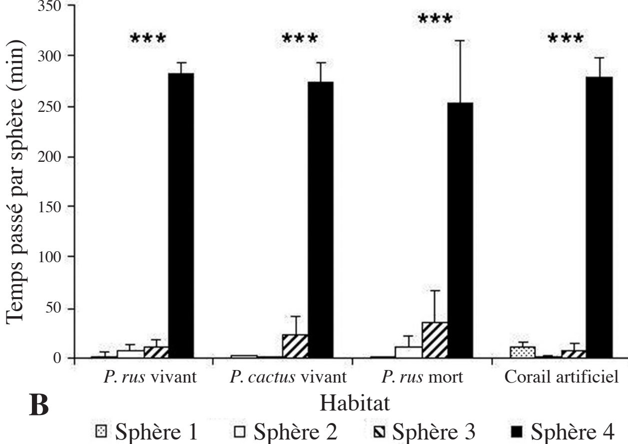


Figure 4. - Temps moyen passé par les juvéniles de *Chromis viridis* de 10 mm (**A**) et 20 mm (**B**) dans les sphères S1 à S4. Les barres représentent l'erreur standard. Pour chaque habitat, le temps passé dans les différentes sphères a été comparé par une ANOVA technique des blocs. NS : non significatif ($p > 0,05$) ; ** : très significatif ($0,001 < p \leq 0,01$) ; *** : hautement significatif ($p \leq 0,001$). *[Mean time spent by the 10-mm (**A**) and 20 mm (**B**)* Chromis viridis *in the spheres S1 to S4 . Bars represent standard error. For each habitat, the time spent in the different spheres was compared using an Anova randomized block design. NS: not significant ($p > 0.05$); **: very significant ($0.001 < p \leq 0.01$); ***: highly significant ($p \leq 0.001$).]*

(Fig. 4B).

Mortalité

La mortalité a varié en fonction de l'habitat ($p < 0,05$) et a été significativement plus importante sur le *P. rus* mort (78,9% pour les 10 mm, 53,3% pour les 20 mm) que sur *P. rus* vivant (23,3% pour les 10 mm, 14,4% pour les 20 mm) et *P. cactus* (28,9% pour les 10 mm, 20,0% pour les 20 mm) (test *a posteriori* de Tukey) (Fig. 5). La mortalité a été intermédiaire sur le corail artificiel (53,3% pour les 10 mm, 32,2% pour les 20 mm) (Fig. 5). La mortalité n'a pas varié significativement pour le facteur taille ($p = 0,08$). Cependant, la mortalité moyenne est supérieure pour les individus de la classe 10 mm (46,1%) que pour ceux de 20 mm (30%). La mortalité a toujours été supérieure pour les 10 mm sur cha-

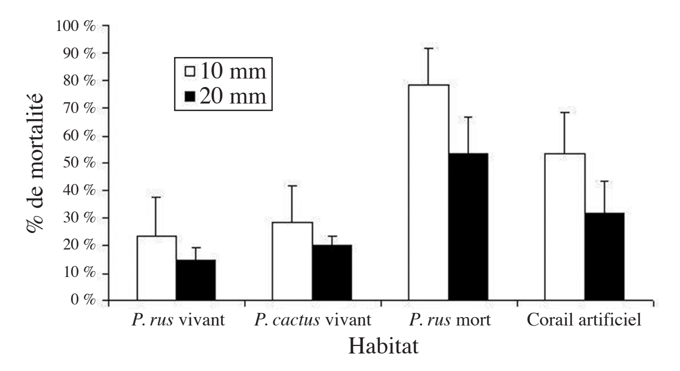


Figure 5. - Mortalité des juvéniles de *Chromis viridis* en fonction de l'habitat après 48 h. Les barres représentent l'erreur standard. *[Mortality of juvenile* Chromis viridis *after 48 h according to habitat. Bars represent standard error.]*

cun des habitats sélectionnés (Fig. 5).

Relations comportement-mortalité

Aucune corrélation significative (Pearson, p > 0,05) n'apparaît entre le temps passé dans les sphères S1 et sphère S2 d'une part et la mortalité des individus de 10 et de 20 mm d'autre part (Fig. 6). Pendant le temps d'observation (période active de la matinée) le temps passé dans ces 2 sphères est faible. Il correspond à un repli vers le refuge en réponse à une attaque. Le pourcentage de temps passé dans la sphère S3 se traduit par une évolution de la mortalité (r = -0,92, p = 0,08) pour les individus de 10 mm. Plus les individus passent de temps dans cette sphère, plus la mortalité est faible (Fig. 6). En effet, le temps que les individus de 10 mm ne passent pas en S3 est très majoritairement passé en S4 (Fig. 4A). La mortalité est positivement corrélée au temps passé dans la sphère S4 pour les individus de 10 mm (r = 0,95, p < 0,05) (Fig. 6). Le schéma est différent pour les individus de 20 mm qui ne présentent aucun lien significatif entre le temps passé en S3 ou en S4 et la mortalité (Fig. 6).

DISCUSSION

Contraintes du protocole expérimental

Certaines contraintes expérimentales ont pu avoir des effets sur le comportement et la mortalité des juvéniles de *Chromis viridis*. La méthode des cages impose une pression de prédation élevée sur les juvéniles du fait de la présence permanente de quatre poissons dont deux prédateurs dans cette enceinte close. Les taux de mortalité constatés ne sont donc probablement pas représentatifs de ceux que l'on observerait en milieu naturel. En revanche, l'utilisation de cages exclut toute prédation par les prédateurs de passage (Carangidae ou Scombridae par exemple) (Hartline *et al.*, 1972). De plus, dans le milieu naturel les juvéniles peuvent aussi être consommés dans leurs habitats (par des Muraenidae et Antennariidae par exemple) (Juncker, obs. pers.). Cependant, les biais liés à la représentativité des espèces utilisées par rapport à la réalité est acceptable dans la mesure où les poissons résidents sont responsables de 80% de la mortalité des juvéniles de poissons (Carr et Hixon, 1995).

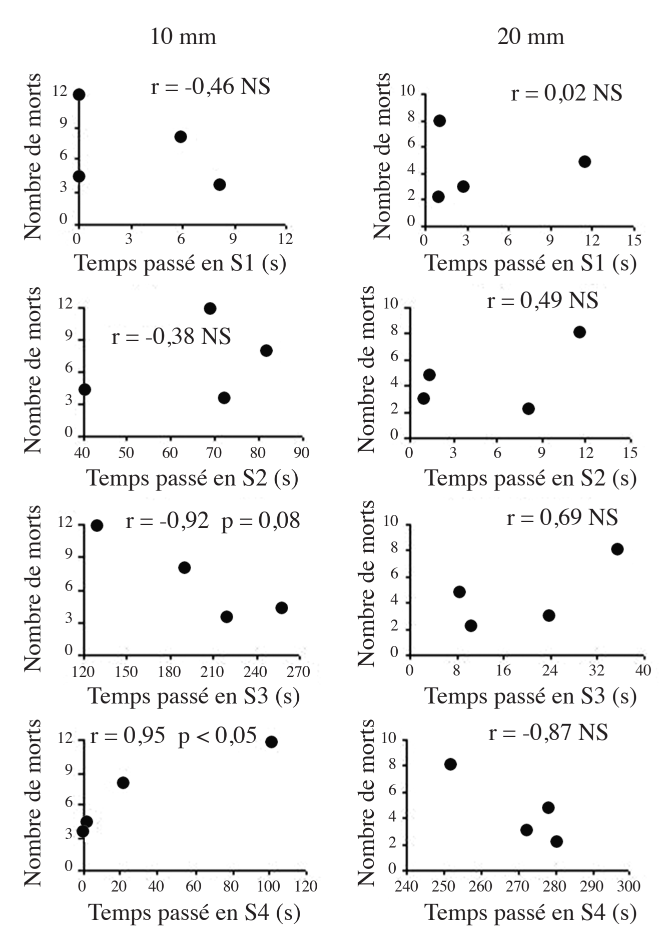


Figure 6. - Relations entre la mortalité et le comportement des juvéniles de *Chromis viridis*. r : coefficient de corrélation de Pearson. NS : non significatif (p > 0,05). *[Relations between the mortality and the comportment of juvenile* Chromis viridis. *r: Pearson correlation coefficient. NS: not significant (p > 0.05)].*

La méthode des cages peut entraîner des modifications du comportement des poissons (juvéniles et prédateurs) (Doherty et Sale, 1985 ; Steele, 1996 ; Connell, 1997b). Les prédateurs peuvent par exemple avoir entre eux des comportements territoriaux agressifs. Stevenson (1972) et Thresher (1983a) remarquent que le comportement des poissons planctophages diurnes est lié à l'intensité du courant dans lequel ils trouvent leur nourriture. Les courants d'eau qui traversent les cages sont ralentis par la maille du filet. Cette modification de l'environnement pourrait être à l'origine d'une perturbation du comportement des juvéniles. Enfin la capture des juvéniles et celle des prédateurs génèrent un stress qui pourrait aussi influencer leurs comportements dans les cages.

Cependant Popper et Fishelson (1973) remarquent que le

comportement circadien du poisson planctophage *Pseudanthias squamipinnis* est conservé en captivité. Pour évaluer le biais lié à l'utilisation des cages sur le comportement de *Chromis viridis* 6 films sous-marins de 25 minutes ont été réalisés sur des pâtés isolés colonisés par des juvéniles. La comparaison de ces films avec l'observation directe dans les cages sur le même habitat (*Porites rus* vivant) ne montre pas de différences évidentes de comportement. Ceci est probablement dû au volume important de la cage (environ 14 m^3), et à la distance d'éloignement des juvéniles de leur habitat, qui en milieu naturel, est rarement supérieur à 1,5 m, soit le rayon moyen de la cage (Juncker, obs. pers.). L'utilisation des cages a permis d'étudier simultanément la mortalité et le comportement de juvéniles de poissons en contrôlant les paramètres émigrations et immigrations. Si les taux de mortalité mesurés peuvent ne pas être représentatifs du milieu naturel, les effets des facteurs testés et les comparaisons menées dans le cadre de cette étude sont validés.

Comportement et habitat

Les *Chromis viridis* de 10 et 20 mm ont un comportement différent en période d'activité. Les juvéniles de 10 mm passent la majorité de leur temps en sphère médiane S3 (de 43,2% à 86,0% du temps), entre 10 et 50 cm de leur refuge. En revanche, les individus de 20 mm se tiennent plus éloignés de leur habitat et passent entre 83,9% et 93,5% de leur temps dans la sphère éloignée S4. Par conséquent, le comportement des juvéniles de *C. viridis* évolue entre le troisième et le seizième jour d'installation dans le lagon. Les petits individus évoluent à proximité de leur habitat tandis que les plus âgés conservent une certaine distance avec leur habitat et sont rarement observés à moins de 50 cm de celui-ci. Ce comportement pourrait être relié à l'éthologie alimentaire. En allant chercher leur nourriture à une distance supérieure à 50 cm (jusqu'à 1,5 m dans les cages), les juvéniles de 20 mm évitent d'entrer en compétition trophique avec des conspécifiques plus jeunes qui s'approprient les sphères de proximité et médiane (S2 et S3). Le comportement des poissons peut aussi évoluer pour les 2 classes de taille selon le degré de turbidité de l'eau, de la couverture nuageuse (Colette et Talbot, 1972 ; Hobson 1972 ; Stevenson, 1972) et surtout en fonction de la taille du banc (Popper et Fishelson, 1973). Ainsi, lorsqu'après 48 h d'expérience, il ne reste que peu de survivants dans la cage, ces derniers, quelle que soit leur classe de taille, se maintiennent plus proches de leur habitat que les juvéniles sur les autres réplicats. Cette réaction de rapprochement pourrait s'expliquer par la vulnérabilité d'individus isolés vis à vis de prédateurs. Les individus qui composent un banc surveilleraient plus aisément la venue de prédateurs (Neill et Cullen, 1974). La capacité natatoire des juvéniles de 20 mm leur permet de s'éloigner davantage de leur habitat pour aller chercher leur nourriture dans la colonne d'eau sans augmenter considérablement le risque de prédation, leur repli étant plus rapide. Il leur serait possible de mieux se placer dans le courant pour faciliter la capture de leur proie (Hobson, 1991).

Le facteur habitat modifie le comportement des juvéniles de 10 mm. Si la fréquentation des sphères S1 à S3 ne présente pas de variations significatives, les individus présents sur le corail mort se tiennent plus éloignés et sont présents dans la sphère S4 plus de 33% du temps. Cette réaction comportementale pourrait résulter de l'attachement relatif des juvéniles à chacun des habitats et de la reconnaissance de ces derniers en tant que refuges potentiels. Les résultats de la présente étude ne permettent pas de cerner les aspects de l'habitat qui provoquent une attraction des juvéniles, ni d'identifier les organes sensoriels mis en jeu dans le processus de reconnaissance. En revanche, le facteur habitat n'a pas d'influence significative sur le comportement des juvéniles de 20 mm qui est resté similaire sur les quatre habitats dans le cadre de cette expérience. Une étude comportementale de *Pseudanthias squamipinnis* effectuée en mer Rouge (Popper et Fishelson, 1973) révèle de la même manière que les juvéniles (de longueur totale comprise entre 17 et 35 mm) se tiennent à moins de 30 cm de leurs habitats alors que les adultes de 120 mm sont observés à 2 ou 3 mètres de leur habitat. Victor (1986) décrit un comportement analogue chez les juvéniles de *Thalassoma bifasciatum* qui viennent de s'installer sur le récif. Les juvéniles nouvellement recrutés se tiennent plus près de leur substrat que leurs congénères plus âgés. Il note que 10% des recrues se déplacent de leur lieu d'installation initial pendant leur premier mois et que parmi ces 10%, 1% s'en éloignent à plus de 2 m. L'accroissement de la capacité natatoire des juvéniles pourrait expliquer l'éloignement variable de ces juvéniles de leur habitat au cours de leur croissance.

Mortalité et habitat

Pour chacun des habitats, le taux de mortalité des juvéniles de *Chromis viridis* de 10 mm a toujours été plus élevé que celui des 20 mm. Ce résultat confirme ceux de Lecchini (2000) dont les travaux ont été réalisés dans des conditions expérimentales comparables. Les *Chromis viridis* âgés de 3 jours post-installation (classe des 10 mm) sont plus vulnérables que ceux âgés de 16 jours post-installation (classe des 20 mm). La capacité natatoire est probablement un facteur non négligeable dans la survie des juvéniles. Wardle (1977) invoque une relation entre la capacité natatoire et la taille des poissons. Les juvéniles plus âgés présentent une taille plus importante, une musculature renforcée et des structures locomotrices plus développées (Stobutzki et Bellwood, 1997). Ils nagent donc plus rapidement et plus longtemps et évitent ainsi un certain nombre de prédateurs auxquels n'échapperaient pas les juvéniles de 10 mm. Par ailleurs, le diamètre

de la bouche des prédateurs limite la prédation des juvéniles de plus grandes tailles. Les juvéniles de 10 mm peuvent ainsi être consommés par une gamme plus large de prédateurs que ceux de 20 mm.

Le taux de mortalité des juvéniles de 10 mm et de 20 mm varie significativement selon l'habitat. Ce résultat corrobore ceux trouvés par Jones (1988b) et Hixon et Beets (1993) portant sur la survie des juvéniles de poissons (*Dascyllus aruanus, Pomacentrus amboinensis* et Haemulidae) ayant colonisé différents types d'habitats (corail et substrat artificiel). Cependant ces auteurs ne s'intéressent qu'à la structure de l'habitat (une forme globale contenant des refuges) mais pas à sa nature (Miller, 1979). Les habitats sélectionnés dans la présente étude ont une structure comparable. Les variations du taux de mortalité observées résultent donc de la nature de l'habitat. Les juvéniles placés sur des colonies coralliennes vivantes ont un taux de mortalité significativement plus faible que ceux placés sur du corail mort. Sur des structures identiques (colonies de *Porites rus* vivantes et de *P. rus* mortes), c'est la nature de l'habitat qui influence la mortalité des juvéniles. La nature des habitats influence de la même manière la mortalité des *Chromis viridis* de 10 mm et de ceux de 20 mm. Toutefois, l'adaptation au refuge n'est pas identique entre les classes de taille. En effet en fin de journée, des juvéniles de 10 mm ont été observés reposant sur le sable ou dans les replis du filet des cages contenant le corail artificiel ou le *Porites rus* mort. Ainsi en l'espace de 48 h, certains juvéniles de la classe des 10 mm ne reconnaissent pas l'habitat proposé comme un refuge potentiel. Öhman *et al*. (1998) observent également que des groupes de *Chromis viridis* venant de coloniser le récif peuvent être observés se déplaçant dans leur enceinte close sans se fixer sur un refuge. Les taux de mortalité associés à ces observations sont parmi les plus élevés des expériences (plus de 80%).

Relations comportement mortalité

À notre connaissance, aucune étude n'a été menée sur les relations entre mortalité et comportement des juvéniles. Les études réalisées interprètent l'habitat comme un refuge (Jones, 1988b ; Hixon et Beets, 1993). Seul l'aspect structural de l'habitat est pris en compte pour expliquer la mortalité, mais pas sa nature ni le comportement des juvéniles. La mortalité et le comportement des *Chromis viridis* de 10 mm sont liés. En effet, le taux de mortalité de ces juvéniles évolue dans le même sens que le pourcentage de temps qu'ils passent à plus de 50 cm de leurs refuges en S4. Certains auteurs évoquent une relation bien établie entre l'éloignement croissant du poisson de son refuge et l'augmentation du risque de prédation (Hartline *et al*., 1972 ; Hobson et Chess, 1978). L'analyse statistique ne révèle pas de corrélation significative entre la mortalité et le comportement des juvéniles de 20 mm. Ces juvéniles ont un taux de mortalité qui varie selon les habitats alors que leur comportement reste assez uniforme dans les conditions expérimentales puisqu'ils passent la majorité de leur temps dans la sphère S4 en période d'activité. En l'absence de différence de comportement significative, les taux de mortalité mesurés reflètent sans doute l'efficacité des différents lots de prédateurs.

CONCLUSIONS

Au terme de cette étude, les liens existant entre les habitats colonisés par les juvéniles de *Chromis viridis* et les taux de mortalité associés à ces habitats ont été quantifiés. Les résultats ont montré que l'adaptation à l'habitat pouvait être un facteur primordial dans les études de repeuplement (réensemencement de juvéniles de poissons dans le lagon). En effet, pour l'espèce étudiée, même s'il n'existe pas de différence significative de mortalité entre le corail artificiel et les autres habitats, les juvéniles de 10 mm ne reconnaissent pas tous le corail artificiel comme un refuge possible. Pour des projets de repeuplement, il sera donc nécessaire d'élaborer des structures artificielles adaptées et reconnues par les juvéniles des espèces concernées (Marinaro, 1995). Enfin, il apparaît que la dégradation des habitats peut avoir un impact certain sur la survie des juvéniles inféodés au corail vivant. La non-adaptation de *Chromis viridis* au corail mort comme un habitat potentiel, et d'une façon générale la très forte mortalité associée à cet habitat, laissent présager les lourdes conséquences de la dégradation de récifs coralliens sur ce type d'espèce inféodée à des coraux vivants.

Remerciements. - Les auteurs tiennent à remercier les membres du Laboratoire d'Ichtyoécologie tropicale et méditerranéenne de l'EPHE ainsi que les personnels du Centre de Recherche insulaire et Observatoire de l'Environnement de Mooréa qui ont contribué à la réalisation de cette étude. Que les deux arbitres anonymes qui ont corrigé ce manuscrit soient également remerciés pour leurs remarques constructives.

RÉFÉRENCES

BOHNSACK J.A., 1989. - Are high densities of fishes at artificial reefs the result of habitat limitation or behavioral preference? *Bull. Mar. Sci*., 44: 631-645.

CALEY M.J., 1993. - Predation, recruitment and the dynamics of communities of coral-reef fishes. *Mar. Biol*., 117: 33-43.

CARR M.H. & M.A. HIXON, 1995. - Predation effects on early post-settlement survivorship of coral-reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 124: 31-42.

CHABANET P., RALAMBONDRAINY H., AMANIEU M., FAURE G. & R. GALZIN, 1997. - Relationships between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs*, 16: 93-102.

COLETTE C. & F.H. TALBOT , 1972. - Activity patterns of coral reef fishes with emphasis on noctural-diurnal change over. *Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, 14: 98-124.

CONNELL S.D., 1997a. - The relationship between large predatory fish and recruitment and mortality of juvenile coral reef fish on artificial reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 209: 261-278.

CONNELL S.D., 1997b. - Exclusion of predatory fish on a coral reef: The anticipation, pre-emption and evaluation of some caging artefacts. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 213: 181-198.

DAYTON P.K. & J.S. OLIVIER, 1980. - An evaluation of experimental analyses of population and community patterns in benthic marine environnements. *In*: Marine benthic Dynamics (Tenore K.R. & B.C. Coull, eds), pp. 93-120. Colombia (USA): Univ. of South Carolina Press.

DOHERTY P.J. & D.Mc.B. WILLIAMS, 1988a. - The replenishment of coral reef fish populations. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 26: 487-551.

DOHERTY P.J. & D.McB. WILLIAMS, 1988b. - Are local populations of coral reef fishes equilibrial assemblages? The empirical data bases. *Proc. 6th Intern. Coral Reef Symp.*, 1 : 131-139.

DOHERTY P.J. & P.F. SALE, 1985. - Predation on juvenile coral reef fishes: An exclusion experiment. *Coral Reefs*, 4: 225-234.

DUFOUR V., 1992. - Colonisation des récifs coralliens par les larves de poissons. Thèse Doctorat, 188 p. Univ. Paris VI.

DUFOUR V. & R. GALZIN, 1993. - Colonization patterns of reef fish larvae to the lagoon at Moorea Island, French Polynesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 102: 143-152.

GALZIN R. & J.-P. POINTIER, 1985. - Moorea Island, Society archipelago. *Proc. 5th Intern. Coral Reef Symp.*, 1: 73-102.

GILINSKY E., 1984. - The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology*, 65: 455-468.

GRIFFITHS S.P., 2000. - The use of clove oil as an anaesthetic and method for sampling intertidal rockpool fishes. *J. Fish Biol.*, 57: 1453-1464.

HARMELIN-VIVIEN M.L., 1979. - Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar) : écologie et relations trophiques. Thèse Doctorat, 165 p. Univ. Aix-Marseille II.

HARTLINE A.C., HARTLINE P.H., SZMANT A.M. & A.O. FLECHSIG, 1972. - Escape reponse in a pomacentrid reef fish, *Chromis cyaneus*. *Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, 14: 93-97.

HIXON M.A. & J.P. BEETS, 1993. - Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecol. Monogr.*, 63 : 77-101.

HOBSON E.S., 1972. - Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. *Fish. Bull. U.S.*, 40: 715-740.

HOBSON E.S., 1991. - Trophic relationships of fishes specialized to feed on zooplankters above coral reef. *In*: The Ecology of Fishes on Coral Reefs (Sale P.F., ed.), pp. 69-95. San Diego: Academic Press.

HOBSON E.S. & J.R. CHESS, 1978. - Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak atoll, Marshall Islands. *Fish. Bull. U.S.*, 76: 133-153.

JONES G.P., 1987a. - Competitive interactions among adults and juveniles in a coral reef fish. *Ecology*, 68: 1534-1547.

JONES G.P., 1987b. - Some interactions between residents and recruits in two coral reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 114: 169-182.

JONES G.P., 1988a. - Ecology of rocky reef fish of north-eastern New-Zealand: A review. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.*, 22: 445-462.

JONES G.P., 1988b. - Experimental evaluation of the effects of habitat structure and competitive interactions on juveniles of two coral reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 123: 115-126.

KEELEYSIDE M.H.A., 1972. - The behaviour of *Abudefduf zonatus* at Heron Island, Great Barrier Reef. *Anim. Behav.*, 20: 763-774.

KINGSFORD M.J., 2001. - Diel patterns of abundance of presettlement reef fishes and pelagic larvae on a coral reef. *Mar. Biol.*, 138: 853-867.

LECCHINI D., 2000. - Influence de quelques facteurs sur la mortalité par prédation des juvéniles de poissons des récifs coralliens. Rapp. DEA, 33 p. Univ. Paris VI.

LEFÈVRE A., 1991. - Dynamique de l'installation des juvéniles de poissons sur les récifs coralliens (Moorea, Polynésie française). Thèse Doctorat, 148 p. Univ. Paris VI.

MARINARO J.Y., 1995. - Artificial reefs in the French Mediterranean: A critical assessment of previous experiments and a proposition in favour of a new reef-planning policy. *Biol. Mar. Medit.*, 2: 65-76.

McCORMICK M.I. & B.A. KERRIGAN, 1996. - Predation and its influence on the condition of a newly settled tropical demersal fish. *Mar. Freshw. Res.*, 47: 557-562.

MILICICH M.J., 1994. - Dynamic coupling of coral reef fish replenishment and oceanographic processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110: 135-144.

MILLER P.J., 1979. - Larval fish distributions. *In*: Atlas of common Nearshore marine Fish Larvae of the Hawaiian Islands (Miller J.M., Watson W. & J.M. Leis, eds), pp. 105-152. Honolulu: Univ. Hawaii Sea Grant Program.

NEILL S.R. & J.M. CULLEN, 1974. - Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods, and fish predators. *J. Zool.*, 172: 549-569

ÖHMAN M.C., MUNDAY P.L., JONES G.P. & J. CALEY, 1998. - Settlement strategies and distribution patterns of coral-reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 225: 219-238.

PLANES S. & G. LECAILLON, 2001. - Caging experiment to examine mortality during metamorphosis of coral reef fish larvae. *Coral Reefs*, 20: 211-218.

PLANES S., 1992. - Les échelles spatiales de dispersion des larves de poissons récifaux en Polynésie française : influence sur la différenciation géographique des populations. Thèse Doctorat, 192 p. Univ. Paris VI.

POPPER D. & L. FISHELSON, 1973. - Ecology and behavior of *Anthias squamipinnis* (Peters, 1855) (Anthiidae, Teleostei) in the Coral Habitat of Eilat (Red Sea). *J. Exp. Zool.*, 184: 409-424.

RADTKE R.L., TARGETT T.E., KELLERMANN A., BELL J.L. & K.T. HILL, 1989. - Antartic fish growth: Profile of *Trematomus newnesi*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 103-117.

ROBERTSON D.R., 1984. - Cohabitation of competing territorial damselfishes on a Caribbean coral reef. *Ecology*, 65: 1121-1135.

ROMANS P., 1997. - Colonisation de l'atoll de Rangiroa (Tuamotu, Polynésie française) par les larves de poissons : contribution à l'étude de la plasticité de la durée de la phase larvaire au cours du cycle lunaire. Rapp. DEA, 47 p. Univ. Paris VI.

ROOKER J.R., DOKKEN Q.R., PATTENGILL C.V. & G.J. HOLT, 1997. - Fish assemblages on artificial and natural reefs in the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary, USA. *Coral Reefs*, 16: 83-92.

SALE P.F., 1974. - Mechanisms of co-existence in a guild of territorial fishes at Heron Island. *Proc. 2nd Intern. Coral Reef Symp.*, 1: 193-206.

SALE P.F, DOHERTY P.J. & W.A. DOUGLAS, 1980. - Juvenile recruitment strategies and the coexistence of territorial pomacentrid fishes. *Bull. Mar. Sci.,* 30: 147-158.

SHULMAN M.J. & J.C. OGDEN, 1987. - What controls tropical reef fish populations: Recruitment or benthic mortality? An example in the Caribbean reef fish *Haemulon flavolineatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39: 233-242.

SIEGEL S. & N.J. CASTELLAN, 1988. - Nonparametric statistics for the behavioural sciences. 399 p. New York: McGraw-Hill Book Company.

SMITH C.L. & J.C. TYLER, 1972. - Space resource sharing in a coral reef fish community. *Bull. Nat. His. Mus. Los Angeles County*, 14: 125- 170.

SOKAL R.R. & F.J. ROHLF, 1995. - Biometry. Third edit. 887 p. New York: W.H. Freeman and Company.

STEELE M.A., 1996. - Effects of predators on reef fishes: Separating cage artefacts from effects of predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 198: 249-267.

STEVENSON R.A., 1972. - Regulation of feeding behavior of the bicolor damselfish (*Eupomacentrus partitus* Poey) by environmental factors. *In*: Behavior of marine Animals (Winn H.E. & B.L. Olla, eds), pp. 2. New York: Kluwer Academic Publishers.

STOBUTZKI I.C. & D.R. BELLWOOD, 1994. - An analysis of the sustained swimming abilities of pre- and post-settlement coral reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 175: 275-296.

STOBUTZKI I.C. & D.R. BELLWOOD, 1997. - Sustained swimming abilities of the late pelagic stages of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 149: 35-41.

SWEATMAN H.P.A., 1983. - Influence of conspecifics on choice of settlement sites by larvae of two pomacentrid fishes (*Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*) on coral reefs. *Mar. Biol.*, 75: 225-229.

SWEATMAN H.P.A., 1985. - The influence of adults of some coral reef fishes on larval recruitment. *Ecol. Monogr.*, 55: 469-485.

THORROLD S.R., SHENKER J.M., WISHINSKI E., MOJICA R. & E.D. MADDOX, 1994. - Larval supply of shorefishes to nursery habitat around Lee Stocking Island, Bahamas Is. Small-scale distribution patterns. *Mar. Biol.*, 118: 555-566.

THRESHER R.E., 1983a. - Environmental correlates of the distribution of planktivorous fishes in the One Tree Reef lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 137-145.

THRESHER R.E., 1983b. - Habitat effect on reproductive success in the coral reef fish, *Acanthochromis polyacanthus* (Pomacentridae). *Ecology*, 64 : 1184- 1199.

UNDERWOOD A.J. & E. DENLEY, 1984. - Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. *In*: Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence (Strong D.R. Jr., Simberloff D., Abele L.G. & A.B. Thistle, eds), pp. 151-180. Princeton (USA): Princeton Univ. Press.

VICTOR B.C., 1986. - Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment limited coral reef fish population. *Ecol. Monogr.*, 56: 145-160.

VICTOR B.C., 1991. - Settlement strategies and biogeography of reef fishes. *In*: The Ecology of Fishes on Coral Reefs (Sale P.F., ed.), pp. 231-260. San Diego: Academic Press.

WANTIEZ L. & P. THOLLOT, 2000. - Settlement, post-settlement mortality and growth of the damselfish *Chromis fumea* (Pisces: Pomacentridae) on two artificial reefs in New Caledonia (south-west Pacific Ocean). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 80: 1111-1118.

WARDLE C.S., 1977. - Effects of size on the swimming speeds of fish. *In*: Scale Effects in Animal Locomotion (Pedley T.J., ed.), pp. 299-313. London: Academic Press.

Reçu le 1er décembre 2003.
Accepté pour publication le 3 juin 2004.